

第 2 章

山岳生態系の温暖化影響予測に 基づく脆弱性評価に関する研究

1. 訪花昆虫の分布におよぼす温暖化影響予測・評価

1.1 はじめに

地球温暖化は、生物の分布をはじめとして生物圏にさまざまな影響を及ぼすとされている¹⁾。温暖化の影響が特に大きく現れるとされる高緯度地方や高山にはその特有の環境に適応した生物が生息する。

地球上の植物と送粉動物の群集レベルの対応関係には、気候や植生に対応した地理的パターンが存在する²⁾。北半球の高緯度地方や高山の訪花昆虫群集では、個体数比や送粉者としての機能の面でマルハナバチ類が重要な位置を占めている²⁾。マルハナバチ類はユーラシア北部の草原地帯に分布の中心をもつ³⁾。長野県の高山植物群落や山地帯の半自然草原では多くのマルハナバチが訪花している。今後温暖化が進むと、これらのマルハナバチ類の訪花や送粉機能にも影響が及ぶおそれがある。

種の分布域と植生景観の対応関係から、長野県に生息するマルハナバチ類は3つのタイプに分けられる⁴⁾。高山・亜高山型（ナガマルハナバチ・ヒメマルハナバチ・ニッポンヤドリマルハナバチ）、半自然草原型（ウスリーマルハナバチ・ホンシュウハイイロマルハナバチ・クロマルハナバチ）、広域分布型（トラマルハナバチ・ミヤママルハナバチ・コマルハナバチ・オオマルハナバチ）である。このうち半自然草原型の3種は、近年の草原の減少により長野県版レッドリストの掲載種となっている⁵⁾。

これらの種の分布特性は、3次メッシュの植生分類・標高・黒ボク土（草原土壌）の分布を説明変数とする一般化線形モデルである程度記述できる^{4),6)}。しかしこうした説明変数によるモデルは温暖化影響の予測には適していない。温暖化影響の予測には、気温・降水量などの気候因子を変数とするモデルが適している。植生の分布は気候の影響を受けるが、3次メッシュ植生分類には自然植生のほか二次林・農耕地などの代償植生や土地利用の情報が含まれる。これらは気候因子だけではなく人間活動のあり方によっても変化する。むしろ土地利用のあり方など生態系の保全に向けた適応策を検討するための前提として、気候因子モデルによる温暖化影響の予測がもとめられる。

そこで本研究では、上記のモデルと同じ空間精度をもつメッシュ気候値⁷⁾を用いた一般化線形モデルにより、マルハナバチの分布特性を分析した。その結果、上記3つの分布型を代表する種の分布が、年平均気温と年降水量を説明変数とするロジスティック回帰モデルで表現できることがわかった。以下、その概要を説明する。

1.2 方法

マルハナバチの分布データとして、長野県内の標高約300～3000mの3次メッシュ380区画の情報を用いた。このうち高山・亜高山型の種としてヒメマルハナバチ、半自然草原型の種としてウスリーマルハナバチ・クロマルハナバチ、広域分布型の種としてオオマルハナバチ・トラマルハナバチの分布パターンを分析した。ヒメマルハナバチは高山帯・亜高山帯の優占種である。半自然草原型のうちウスリーマルハナバチは山地帯上部、クロマルハナバチは山地帯下部に分布の中心をもつ。広域分布種では、相対的に高標高域にオオマルハナバチ、低標高域にトラマルハナバチがそれぞれ多く分布する。オオマルハナバチは山地帯のほか高山帯・亜高山帯でもしばしば見られる。

これらのマルハナバチ各種の3次メッシュ区画における在・不在情報を応答変数、その区画のメッシュ気候値2000⁷⁾における年平均気温・年降水量を説明変数とするロジスティック回帰分析をおこなった。またこの回帰モデルから変数選択をおこなって最適なモデルを選択した。分析にはR version 2.14.0⁸⁾を用いた。

1.3 結果および考察

ロジスティック回帰モデルの変数選択で選択されたモデルを表1に示す。いずれの種においてもメッシュ気候値の年平均気温・年降水量が種の分布域の指標になりうることを示された。すなわち、高山・亜高山型のヒメマルハナバチは年平均気温が低い場所、半自然草原型で山地帯上部に多いウスリーマルハナバチは年降水量が少なく年平均気温がやや低い場所、半自然草原型で山地帯下部に多いクロマルハナバチは年降水量が少なく年平均気温が高い場所、広域分布型で高標高域に多いオオマルハナバチは年平均気温が低い場所、広域分布型で低標高域に多いトラマルハナバチは年平均気温が高い場所にそれぞれ分布することを示す結果となった。データに対するモデルの適合度を表すAIC（赤池情報量規準）の値は、3次メッシュ植生分類のみを説明変数として同様のモデル選択をおこなった場合に得られた値とほぼ同程度であった。

表1 長野県のマルハナバチの分布を応答変数、メッシュ気候値の年平均気温・年降水量を説明変数とするロジスティック回帰分析で選択されたモデル。

| 種 | 変数 | 推定値 | 標準誤差 | Z値 | Pr(> z) | AIC |
|------------|-------|-------|------|-------|----------|-------|
| ヒメマルハナバチ | | | | | | 186.8 |
| | 年平均気温 | -0.08 | 0.01 | -6.86 | < 0.001 | |
| | 年降水量 | 0.00 | 0.00 | 1.71 | < 0.1 | |
| | (切片) | 2.16 | 1.11 | 1.93 | < 0.1 | |
| ウスリーマルハナバチ | | | | | | 187.9 |
| | 年平均気温 | -0.02 | 0.01 | -0.70 | < 0.1 | |
| | 年降水量 | -0.00 | 0.00 | -2.95 | < 0.01 | |
| | (切片) | 1.97 | 1.63 | 1.21 | N.S. | |
| クロマルハナバチ | | | | | | 211.8 |
| | 年平均気温 | 0.03 | 0.01 | 2.93 | < 0.01 | |
| | 年降水量 | -0.00 | 0.00 | -4.78 | < 0.001 | |
| | (切片) | -0.22 | 1.56 | -0.14 | N.S. | |
| オオマルハナバチ | | | | | | 463.4 |
| | 年平均気温 | -0.02 | 0.00 | -4.88 | < 0.001 | |
| | (切片) | 1.03 | 0.36 | 2.85 | < 0.01 | |
| トラマルハナバチ | | | | | | 487.5 |
| | 年平均気温 | 0.02 | 0.00 | 4.56 | < 0.001 | |
| | (切片) | -1.10 | 0.36 | -3.07 | < 0.01 | |

上記の結果から、3次メッシュスケールの比較的単純な気候因子の情報がマルハナバチの種の分布の推定に役立つことがわかる。こうした空間精度で将来の気候変動を予測することにより、マルハナバチのそれぞれの種の分布適域がどのように変化するかを予測することができると考えられる。

たとえば「S-8 気候シナリオ第2版」による本報告書の予測^{9),10)}では、今世紀末までの100年間に県内で、気温上昇が温室効果ガス排出抑制の程度により平均2.0～4.7°Cの幅で生じるとされている（幅は3つの放射強制力シナリオによる差：口絵5）。このうち気温上昇の大きなシナリオでは、県内全域で4.5～4.9°Cの

上昇が予測されている（幅は地域間の差：口絵4）。このように地理的に広い範囲で気温上昇が起こると、高地に多いヒメマルハナバチやオオマルハナバチは今よりも分布が縮小する可能性がある。

また本報告書の予測によると、気温上昇の大きなシナリオでは今世紀末までの100年間に、年降水量が県内の広い範囲で1割前後上昇すると予測されている（口絵4）。半自然草原型のウスリーマルハナバチとクロマルハナバチは、年降水量の少ない場所に現在分布している。このことは、半自然草原の伝統的利用と維持管理が衰退した今でも、年降水量の少ない場所にこれらの種の生息に適した環境が残されていることを示している。将来こうした場所で降水量が多くなると、これらのレッドリスト掲載種はさらに絶滅のおそれが高くなる可能性がある。

しかしマルハナバチの分布は、気候条件だけで決まるわけではない。餌資源に適した開花植物の時空間的な分布や量、土中の営巣環境などが具体的な生息環境の質を規定する。気候条件はこれらの環境の質に間接的に作用する。土地利用などの人間活動もこれに大きくかかわる。

この意味で、適切な土地利用の配置による植生景観の保全が、脆弱性の高い生態系機能を保全するための適応策となりうることは重要である。火入れ・採草などによる半自然草原の再生・維持は、そこに生育する植物や訪花するマルハナバチ類の保全につながりうる。温暖な後氷期を通じて維持されてきた半自然草原が、氷期以来の草原性生物の人為的なレフュジアとして結果的に機能してきたと考えられることも、このことの意味づけにかかわるであろう^{6),11)}。

謝 辞

神戸大学大学院人間発達環境学研究科の丑丸敦史教授と京都大学霊長類研究所の田中洋之博士には、マルハナバチの分布変動の共同研究者として多くの有益なご意見をいただいた。神戸大学大学院人間発達環境学研究科の内田圭氏には、メッシュ気候値の利用を助けていただいた。心よりお礼を申し上げます。

文 献

- 1) 樋口広芳 (2008) 地球温暖化と生物多様性の危機. 科学 78 (4): 460-468.
- 2) 新庄康平・辻本翔平・石井博 (2014) 訪花動物群集と生息環境の現状と課題. 日本生態学会誌 64: 7-15.
- 3) Williams, P. H. (1994) Phlogenetic relationships among bumble bees (*Bomus* Latr.): a reappraisal of morphological evidence. *Systematic Entomology* 19 : 327-344.
- 4) 須賀丈・田中洋之・丑丸敦史・湯本貴和 (2009) 長野県における希少マルハナバチ類の分布特性. 日本生態学会第56回全国大会 (3月, 盛岡) 講演要旨
<http://www.esj.ne.jp/meeting/abst/56/PA1-152.html>(2015年1月確認).
- 5) 長野県 (2015) 長野県版レッドリスト～長野県の絶滅のおそれのある野生動植物～動物編.
- 6) Suka, T., Ushimaru, A., Tanaka, H. and Yumoto, T. (2012) A post-glacial history of semi-natural grasslands in central Japan and its causation to distributions of grassland species of bumblebees 日本生態学会第59回全国大会 /EAFES5 (3月, 大津) 講演要旨 <http://www.esj.ne.jp/meeting/abst/59/P1-096A.html>(2015年1月確認)
- 7) 気象庁 (2002) メッシュ気候値2000解説. http://data.sokki.jmbsc.or.jp/cdrom/mesh_climatic_data/documents/kaisetsu_pdf/kaisetsu_.pdf
(2015年2月確認)

- 8) R Development Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.(2015年2月確認)
- 9) 田中博春・陸斉 (2014) IPCC 第5次評価報告書の気候シナリオに基づいた長野県における年平均気温の変化予測. 長野県環境保全研究所研究報告 10: 55-60.
- 10) 田中博春 (2015) 長野県における気候変動予測. 長野県環境保全研究所. 長野県における温暖化影響評価及び適応策立案手法の開発に関する研究報告書: 21-26.
- 11) 須賀丈・岡本透・丑丸敦史 (2012) 草地と日本人—日本列島草原1万年の旅. 築地書館, 東京.

(須賀 丈)

1. 高山植物の生態・生育環境に及ぼす温暖化影響の推定

1.1 はじめに

地球温暖化は、生物の分布、生態など生物界の実態にさまざまな影響を及ぼすとされている^{1),2)}。なかでも、高山の生態系は温暖化の影響に対し脆弱であるとされ³⁾、実際に生じている影響として、Gottfried et al. (2012) は、ヨーロッパ各地の山岳で行われた植生調査の結果を比較し、より高温環境を好む種への“明らかな移行”を報告した⁴⁾。一方、日本の本州中部山岳の高山帯は、周北極要素の植物種の世界的な南限に相当し、極域と同様に気候の変化にきわめて脆弱な生態系の一つと考えられるが、中部山岳の山頂部に広がる高山植生については、統一的方法による植生モニタリングが環境省の「モニタリングサイト 1000 高山帯調査」や地域的なモニタリングサイトの設定（本報告 2-②-e）などが開始されて間もなく、高山植物の分布の変化は明らかとなっていない。

しかし、高山植物は、その成長や繁殖など様々な面で温度や融雪時期の影響を受けることが知られており⁵⁾、こうした生育状況への影響の蓄積の結果として、まず各種の個体数の時空間的な変化（個体群の動態）に変化が生じ、ひいては種の分布やある地点の植生に変化が生じるものと考えられる。そのため、地球温暖化の高山植物への影響を予測する上で、個々の種の個体群動態に生じている変化を検出することは重要な視点となりうる。また、その検出に際しては、調査対象の生育環境の変化をあわせて観測することにより、個体群動態の変化に及ぼす環境要因の影響を適切に検討することができると考えられる。

そこで、本事業を通じて高山帯の通年気象観測が実施されている木曾山脈の木曾駒ヶ岳山頂直下を調査地として、木曾山脈風衝地に固有の高山植物であるヒメウスユキソウ（コマウスユキソウ）*Leontopodium shinanense* Kitam. を材料に、その個体群動態を調査した。本稿では、調査手法およびこれまでの調査結果の概要について報告する。なお、本稿で報告するヒメウスユキソウの個体群調査は、S-8 事業以前に着手した調査を継続したものであることから、S-8 事業以前の結果もあわせて報告する。

1.2 方法

ヒメウスユキソウは、キク科ウスユキソウ属の多年草で、本州中部山岳の木曾山脈の固有種である。調査地である木曾駒ヶ岳の山頂直下は、ヒメウスユキソウの生育する風衝砂礫地が、木曾山脈においてもっとも広く発達しており、また、調査地周辺では、冬季の強風により積雪が少ないため、凍結融解作用の影響が強く、階状土が形成されている⁶⁾。この階状土において、ヒメウスユキソウを含む高山植物の植被が発達した階状土の段差部分に、1m × 1m の調査区を4ヶ所（A・B・C・D）設定した。

調査区内のヒメウスユキソウの個体群動態を明らかにするため、調査区内のすべてのヒメウスユキソウについて標識し、生残状況、株のサイズ（株の長径・短径）、開花の有無、花茎数、生育位置を記録した。なお、ヒメウスユキソウでは、地下茎から複数のロゼットが生じるが、ここでは、同一の地下茎から生じるロゼットの集合（株）を個体として扱うこととした。また、調査時に、標識のない個体が確認された場合には、古葉の宿存状況や根茎の発達状況から、当年生の実生か前年の調査漏れ個体かを判別した。

この個体群動態調査によって得られたデータから、生育段階にもとづく推移行列モデルを作成し、個体群増殖率（ λ ）と生育段階別の生存率及び平均余命⁷⁾を解析した。

各個体の生育段階の区分は、当年生の実生：Se、未開花個体：J1～J4、開花サイズで未開花：J5、開花個体：Flとした。開花サイズは、株面積指標（株の長径×短径）にもとづく開花確率のロジスティックモデルか

ら導出し、未開花個体の J1 ~ J4 は、同じく株面積指標（株の長径×短径）にもとづいて便宜的にクラス分けを行った（図 1）。

調査は、2006 年から 2014 年までに行い、いずれの年もヒメウスユキソウの開花の有無を確認するため、開花期もしくは開花期後から結実期に行った。

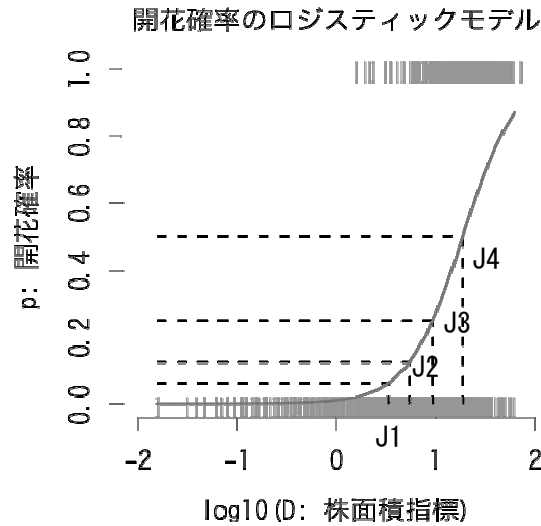


図 1 ヒメウスユキソウの開花確率のロジスティックモデル（実線のカーブ）と未開花個体のサイズクラス（J1 ~ J4）の階級値。サイズクラス区分には、株面積の楕円近似値（cm²）を用いた

1.3 結果および考察

1.3.1 生育個体数・開花個体数の年時変動

4 調査区で観察された生育個体数は、2006 年の 196 個体から 2014 年の 233 個体に増加したが（図 2 左）、この増分には前年までの調査漏れ個体も含まれており、新規加入個体となる当年生実生（Se）は、調査期間を通じて 8 個体が確認されただけであった。

開花個体数については、2006 年の 87 個体から 2014 年の 30 個体と、調査開始時の半数以下に減少していた。また、その増減の傾向として、調査開始時から、ほぼ毎年、開花個体数が減少していた（図 2 右）。

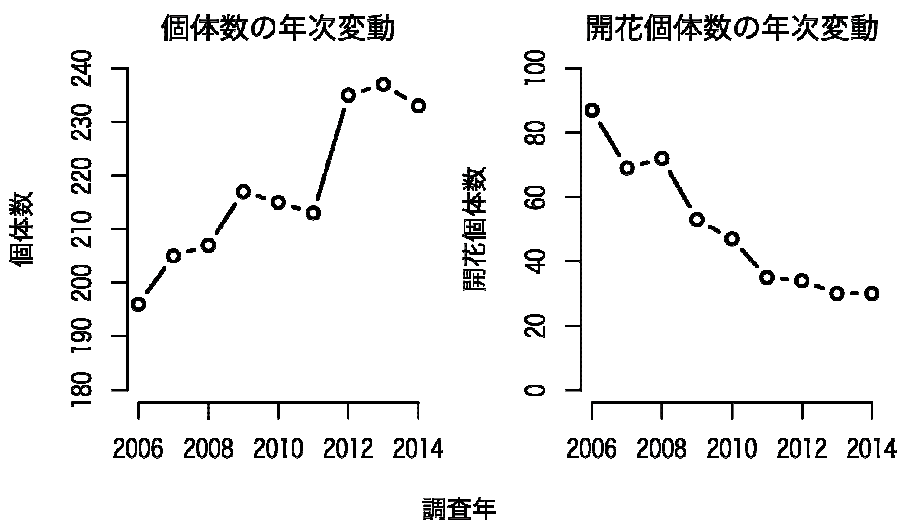


図 2 ヒメウスユキソウの観察個体数（左）と開花個体数（右）の年次変動

1.3.2 生育段階構成

ヒメウスユキソウ個体群の生育段階構成では、実生の新規加入が非常に少なく、もっとも小型の未開花個体 (J1) が、未開花個体中で最多となっていた (図 3)。また、開花個体数の 2006 年以降の減少にともない、もっとも大型の未開花個体 (J4) 及び開花サイズに達した未開花個体 (J5) が増加していた。このことは、いったん開花した個体が、その翌年以降も確実に開花するものではなく、未開花個体に生育段階が遷移する場合があることを示している。

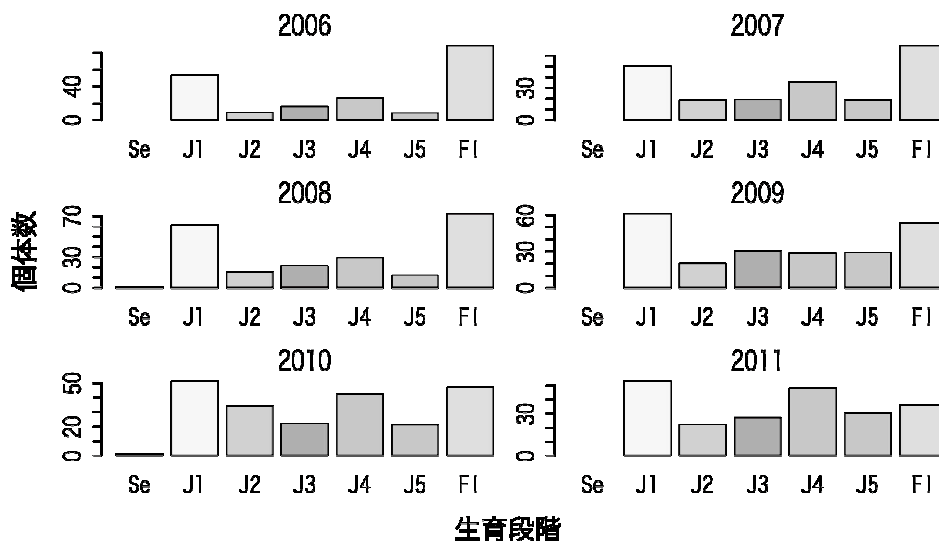


図 3 ヒメウスユキソウの生育段階構成 (2006 年～ 2011 年)

1.3.3 個体群成長率 (λ)・生存率及び平均余命

2006 年から 2014 年までの個体群成長率 (λ) の平均は、0.968 であった。 λ が 1 を上回る場合には個体群は増加傾向、 λ が 1 を下回る場合には個体群は減少傾向を示すことから、今回調査したヒメウスユキソウ個体群の場合、その個体群は減少傾向にあることを示している。

また、生育段階別の生存率は、当年生実生と最小サイズの未開花個体を除き、いずれ 95% 以上であった (図 4 左)。生育段階別の平均余命は、開花個体では 60 年以上と推定された (図 4 右)。

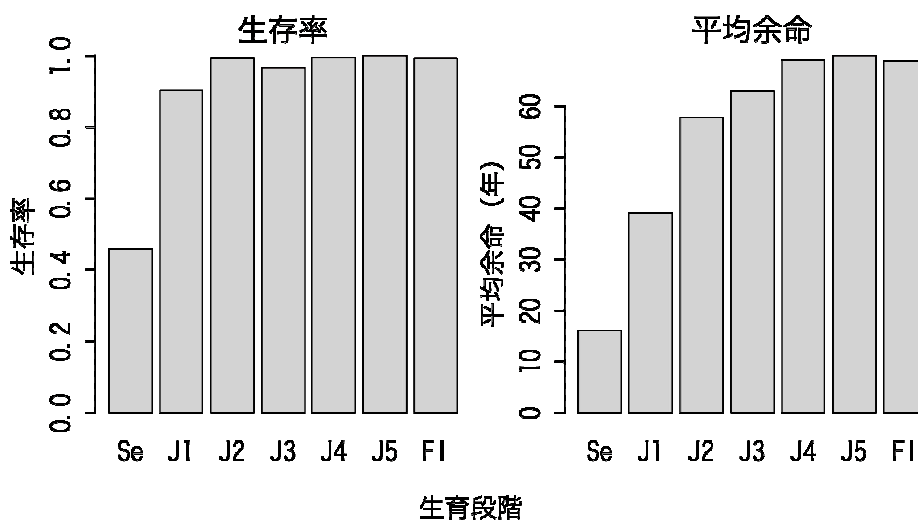


図 4 ヒメウスユキソウの生育段階別の生存率 (左) と平均余命 (右)

1.4 まとめ

以上より、ヒメウスユキソウの集団の維持更新特性として、実生による新規加入は非常に少ないものの、いったん定着した個体の生存率が高いことにより集団が維持されていることが示唆された。また、個体群成長率は1を下回るものの、大型もしくは開花個体では平均余命が数十年と推定されたことから、現在の環境条件下では、短期的には個体数の減少が生じるおそれは低いものと考えられる。

しかし、開花個体数の減少傾向は、将来的な新規加入個体数を現状よりさらに乏しくさせることにつながり、長期的には、個体群成長率に示されたように個体数の減少が生じるおそれがある。そのため、これまでに確認されている開花個体数の変動の今後の推移に注目するとともに、開花個体数の変動要因を、調査地で観測されている気象環境等から明らかにすることが、ヒメウスユキソウへの温暖化影響予測において、今後の重要な課題として考えられる。

文 献

- 1) 樋口広芳 (2008) 地球温暖化と生物多様性の危機. 科学 78 (4): 460-468.
- 2) 樋口広芳・小池重人 (2008) 地球温暖化が動植物の生物季節や分布に与える影響. 森林科学 52 : 9-13.
- 3) 増沢武弘 (編著) (2009) 高山植物学—高山環境と植物の総合科学. 共立出版, 東京.
- 4) Gottfried, M. et al. (2012) Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *nature climate change* 2 : 111–115.
- 5) 工藤 岳 (2008) 地球温暖化と森林生態系：フェノロジーを介した生物間相互作用への影響. 森林科学 52 : 14-18.
- 6) 小泉武栄 (1974) 木曾駒ヶ岳高山帯の自然景観—とくに植生と構造土について—. 日本生態学会誌 24 : 78-91.
- 7) Ohara, M., Takada, T., Kawano, S. (2001) Demography and reproductive strategies of a polycarpic perennial, *Trillium apetalon* (Trilliaceae). *Plant Species Biology* 16 : 209-217

(尾関雅章)

2. OTC を用いた野外温暖化実験による高山植物への影響評価

2.1 はじめに

野外における温暖化実験は世界各地で行われている。その最新の温暖化実験に関する知見や動向については再録4を参照してほしい。しかし、こうした研究の多くが極域で行われており、日本の高山帯のように強風という環境条件下で行われたものはあまりない。またオープントップチャンバー（以下、OTC）設置による長期の植生変化と OTC 設置にともなう温度以外の環境変化についてはほとんど明らかになっていない。

一方、本州中部の木曾山脈・木曾駒ヶ岳山頂付近（標高約 2850m）の高山風衝地では、高山地域の気候変化に対する高山植生の応答を明らかにすることを目的として、OTC を用いた環境操作実験が 1995 年から実施されている¹⁾。そこで、本研究では、実験開始から 15 年が経過した時点において、OTC 内の環境変化に対する高山植物の応答としての植生変化について検討した。

また、OTC の設置による効果は、OTC における温度上昇を示したものが多く、OTC 内における温度以外の物理環境の変化を示した研究は、積雪の効果²⁾を除くとほとんどない。そこで、本研究では、OTC と CTRL において、気温、相対湿度、風速、光量子束密度（PAR）などの同時測定を行い、それぞれの比較を行うことで温度以外の環境要素への OTC の効果について検討した。なお、OTC 内外の風速観測結果の詳細については再録5に記載したのでここでは省略する。

2.2 調査地域と観測方法

調査地域は、中央アルプス木曾駒ヶ岳山頂付近（標高約 2850m）の風衝地で、ガンコウラン、クロマメノキ、ウラシマツツジ、イワウメ、ミネズオウなどが生育している。

植生調査は、OTC 内（5 基）と CTRL（6 区）、および風の影響のみを検討するため、卓越風向にたいして風下側のハイマツ林縁部（UW 区×3 区）において実施した。調査区の面積はいずれも 0.25m²で、調査方法は、ポイントフレーム法（100 ポイント）により、植物の成長が完了した生育期後期にあたる 2010 年 8 月 23、24 日と 9 月 3 日に行った。

一方、OTC 内外における物理環境調査の測定は、1 対の OTC と CTRL において、気温と相対湿度は地上 5cm で、葉面温度はウラシマツツジの葉の裏、および OTC のチャンバー壁面温度は五角形のすべての面において、それぞれ 10 分毎の瞬間値を測定した。PAR は地上 3cm で 10 分毎の平均値を測定した。測定は 2012 年 9 月 10 日から 13 日の間に実施した。

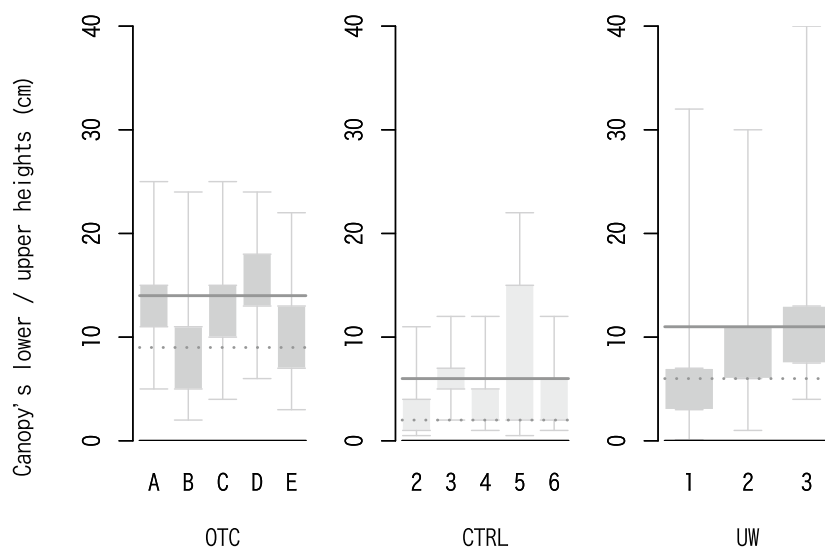


図1 OTC 区, CTRL 区, UW 区における群落高の比較

2.3 結果及び考察

2.3.1 植生調査

OTC 内では、植物の生育期間の温度上昇、風の遮蔽のほか、冬季の雪溜まりの効果による複合的な環境緩和効果が発生したと考えられる。これらの効果が長期間にわたり与えた影響の結果として、ガンコウラン、ウラシマツツジといった矮生低木の被度および、矮生低木の伸長により群落高(図

1) が CTRL 区の 2 倍程度に増加した。OTC による環境緩和にとまなう、こうした群落構造の変化は、高山植物間の資源獲得競争の激化をもたらし、矮生性木の寡占化を促したと考えられる。

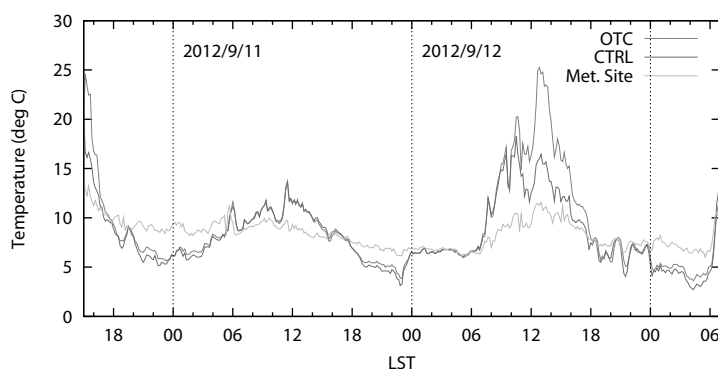


図2 OTC と CTRL における気温の変化

2.3.2 物理環境調査

測定の結果、OTC 内の気温は期間平均で 0.78°C 高かった。特に晴れた日中(午後)は、OTC 内で約 9°C 高かった(図 2)。OTC 内の相対湿度は気温と逆の変化を示し、OTC 内の気温が CTRL より高いときに低かった。PAR は両者にほとんど差が見られなかった。OTC 壁面温度はほぼ外気温と同じであった。OTC 内の葉面温度は OTC と CTRL の気温差のない晴れた午前中に高く、逆に OTC の気温が高い午後には CTRL の葉面温度とは差がほとんどなかった。また OTC 内の風速は非常に小さかった。

以上の結果からは、本調査地のような風衝地の場合、OTC の設置によって OTC 内の気温が高まるとともに、風速が非常に低下することが明らかとなった。また、こうした複合的な効果によって、OTC 内における植物の生理的な応答もかわり、それが気温と葉面温度の上昇の時間的ズレをもたらしたと考えられる。

2.4 今後の課題

今回、OTC には複合的な効果があることが確認された。今後は、OTC 内外の環境と植物の生理的応答とのメカニズムを解明し、その蓄積された効果としての植物バイオマスの増加との関係を定量化することが必要と考える。それと同時に、OTC のような小さな空間内における測定方法の限界に伴う測定誤差についての検討と測定方法の改良も大きな課題であろう。

文 献

- 1) Nakashinden, I., Masuzawa, T., Fukuyo, S., Kimura, K., Yamamoto, S., Iijima, Y., Mizuno, K., Kobayashi, S., Yamamoto, T., Machida, H. and Takaoka, S. (1997) : A preliminary report on phenological monitoring using experimental chambers in Mt. Kisokomagatake. Proc. NIPR Symp. Polar Biology, 10, 196-204.
- 2) Walker, M.D., Walker, D.A., Welker, J.M., Arft, A.M., Bardsley, T., Brooks, P.D., Fahnestock, J.T., Jones, M.H., Losleben, M., Parsons, A.N., Seastedt, T.R. and Turner, P.L.(1999) Long-term experimental manipulation of winter snow regime and summer temperature in arctic and alpine tundra. Hydrological Process, 13, 2315-2330.

(浜田 崇・尾関雅章)

3. 世界最南端のライチョウ生息地における生息状況と課題

ライチョウ *Lagopus muta* は最も寒冷な厳しい気候に適応した鳥である。一部は温帯域の高山帯に氷河期の遺存種として孤立分布する。本州中部山岳の高山帯に生息する亜種 *L. m. japonica* は世界最南端に分布する集団である。日本の高山生態系を象徴する種であるが、温暖化に対して非常に脆弱であると考えられ、絶滅危惧種（環境省、長野県ともに絶滅危惧 IB 類）とされている。本研究では、以下の3つの項目に焦点をあてて調査をおこなった。

3.1 南限集団（イザルガ岳～上河内岳）の生息状況（静岡ライチョウ研究会との共同研究）

日本に生息するライチョウの中でも最も南の集団（イザルガ岳～上河内岳）について、その生息状況をモニタリングした。調査対象範囲のなわばり数は、上河内岳で6（2014年）、9（2007年）、茶臼岳で2～4（2006年～）、仁田岳で0～1（2006年～）、イザルガ岳で1～2（1997年～、但し、2011年以降なわばりは確認されていない）であった。また、標識調査からイザルガ岳で標識した成鳥雄が茶臼岳で確認され、茶臼岳で標識した個体が仁田岳で確認されるなど、これらの山域では個体の相互の行き来があることが確認されている。今後も温暖化に最も脆弱と考えられる南限集団の生息状況を継続して把握する。標識調査の詳細については、再録資料（朝倉ほか；南アルプス南部（赤石山脈）におけるライチョウ *Lagopus mutus japonicus* の標識調査）を参照。

3.2 高山帯におけるニホンジカ等野生動物の生息状況

近年、南アルプスや八ヶ岳の高山帯などでは、ニホンジカ *Cervus nippon* などの侵入による植生破壊が激しく、最近では北アルプス山麓でもニホンジカが確認されつつある。また、ニホンジカによる植生破壊は、主に草食性であるライチョウの生息状況に間接的に影響を及ぼすことが懸念されている。ライチョウの捕食者と考えられるキツネも温暖化が進めば、より長期にわたって高山帯に定着する可能性が指摘されている。そのため、これら野生動物の高山帯への侵入・定着状況をモニタリングするために、北アルプス後立山連峰の爺ヶ岳・岩小屋沢岳に赤外線センサーカメラを設置した。調査は、2007年と2011年～に行われた。ニホンジカが岩小屋沢岳周辺で2013年に初めて確認され、2014年には岩小屋沢岳と爺ヶ岳の両地域で確認された。ニホンジカやキツネなどの生息動向がライチョウの生息状況に与える影響を把握するためには、今後も継続してモニタリングする必要がある。2013年の詳細な結果については、再録資料（堀田・尾関；センサーカメラによる北アルプス後立山連峰の岩小屋沢岳周辺でのニホンジカ初確認）を参照。

3.3 温暖化によるライチョウ生息域への影響予測（森林総合研究所との共同研究）

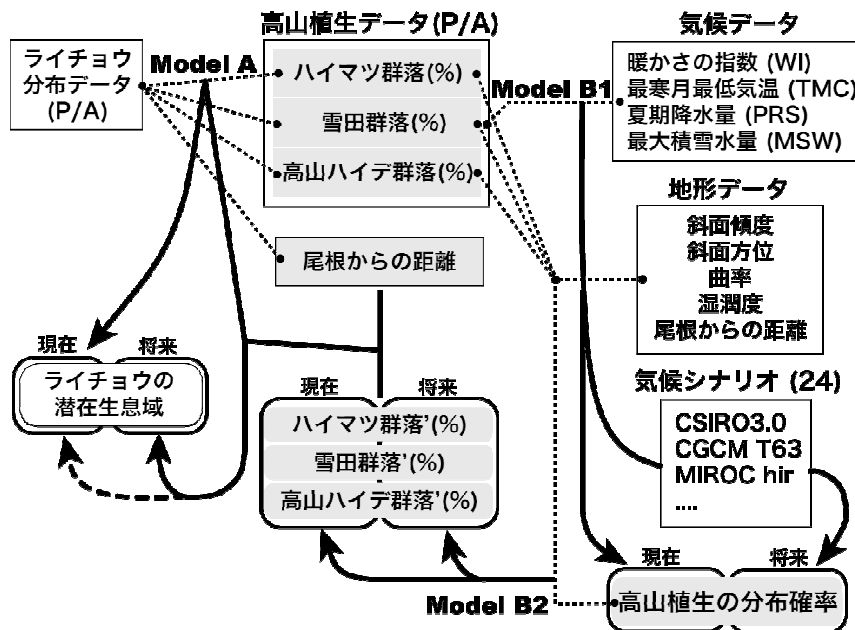
ライチョウは、厳冬期を除いて高山帯に生息し、繁殖期にはパッチ状の背の低いハイマツや風衝地、雪田植生を好んで利用する。特に、矮性のハイマツは彼らの営巣場所であるとともに捕食者からの逃避場所にもなる。そのため、ハイマツなどの高山植生が温暖化によりどのように変化していくかということは、ライチョウにとって非常に重要である。本研究では、既存資料によりライチョウデータ（推定なわばり）と環境省第6・7回自然環境保全基礎調査による1/25,000植生図（ハイマツ群落、雪田草原群落、高山ハイデ群落）

がそろう北アルプス中南部（南北約 30km、東西約 20km）を対象地域とした。それらのデータとハイマツ林の高さの指標となる尾根からの距離からライチョウの潜在生息域を推定するモデル A（一般化加法モデル）と、気候データ（暖かさの指数、最寒月最低気温、夏期降水量、最大積雪水量）から高山植生の在・不在を推定するモデル B1（一般化加法モデル）、地形データ（斜面傾度、斜面方位、曲率、湿潤度、尾根からの距離）とモデル B1 で求めた高山植生の分布確率から高山植物群落の面積率を推定するモデル B2 (Random Forest) を構築する。それらのモデルから、現在と将来の高山植物群落の潜在生育域とライチョウの潜在生息域を予測し、温暖化影響の評価を行った。モデル構築用の気候値には 3 次メッシュ気候値（気象庁 1996）を用いた。

モデル A、B1、そして B2 のいずれについても良好な予測精度が得られた。これらのモデルから、ライチョウの生息には高山植物群落の面積率と尾根からの距離が重要であることが示された。また、高山植物群落の面積率は、マクロスケールの気候要因とミクロスケールの地形要因の両要因によって規定されることが示唆された。

次に、排出シナリオの A1B に基づく、2081-2100 年の 24 個の将来気候データを用いて、温暖化影響を予測した。いずれの将来気候データでも高山植生の潜在生育域は大きく減少した。それにともないライチョウの潜在生息域も大きく減少すると予測された。一方、調査地の北東部には、温暖化した場合にもわずかにライチョウの潜在生息域が残ると予測された。

今後は、今回の解析を応用して、ライチョウの生息域全体への温暖化影響を予測・評価する。



(堀田昌伸・尾関雅章)

4. 開花フェノロジーとマルハナバチの訪花行動への温暖化影響の観測

4.1 はじめに

地球温暖化は、生物の分布、フェノロジー（生物季節）など生物界の実態にさまざまな影響を及ぼすとされている^{1),2)}。生物の分布や活動期への気候の影響は種やグループによって異なるため、そのずれは生物間相互作用にも波及する^{1),2)}。たとえば融雪後の林床植物の開花期とそれらに訪花するマルハナバチの活動期は、春先の気温の変化によってずれを生じ、植物の結実率に大きな年変動をもたらす場合があるため、温暖化の影響が懸念されている³⁾。

高山の生態系は温暖化の影響に対し脆弱であるとされている⁴⁾。高山植物の開花フェノロジーは一般に気温や融雪時期の影響を受ける⁵⁾。またその影響は群落の立地によって異なる。大雪山での6年間の調査によると、風衝地群落の開花期が気温の季節的推移に規定されるのに対し、雪田群落の開花期は融雪時期とその後の温度変化の双方に規定される⁶⁾。雪田の融雪時期は特定の地域内でも場所や年によって異なるため、気候変動の全体的な影響はより複雑なものになると予測される。その実態の解明にはフィールドでの継続的な観測（モニタリング）が必要である。

高山植物群落の訪花昆虫群集においてマルハナバチ類は大きな比重を占める^{5),7),8)}。マルハナバチは、営巣地を中心とした活動範囲が特定の高山植物群落よりもはるかに広いため、気候変動の影響をより大きな空間スケールで受けると予測される。温暖化影響のプロセスが高山植物とマルハナバチで異なることの効果が、訪花・結実などの相互作用のあり方に波及する可能性もある。

そこでこのような影響を中部山岳高山帯において長期的に観測するため、木曾山脈の千畳敷カールから極楽平付近の稜線にかけての範囲に、モニタリングサイトを設定した。この範囲のカール内の雪田群落と稜線の風衝地群落に開花フェノロジーの調査区を設け、またこれらの調査区を通る区間にマルハナバチの調査ルートを設定した。さらにカール内の融雪などの季節変化のパターンを定点撮影するため、インターバルカメラ（定刻自動撮影装置）を設置した。本稿ではこのモニタリングサイトの設定と調査の手法およびこれまでの観測の概要について述べる。

4.2 方法

長期的な観測のためには、アクセスが比較的容易な場所を調査地とし、標準化された簡便な方法を採用することが望ましい。それにより長期の観測とともに他の調査地との比較が可能となる。日本の高山帯では環境省の「モニタリングサイト 1000 高山帯調査」で開花フェノロジーとマルハナバチの調査がおこなわれている⁹⁾。このなかで目視による開花フェノロジーの調査が大雪山で^{6),9)}、マルハナバチ類の調査が大雪山と飛騨山脈蝶ヶ岳でおこなわれている^{9),10)}。そこでこの観測は、蝶ヶ岳よりもアクセスの容易な木曾山脈千畳敷を調査地の起点とし、「モニタリングサイト 1000 高山帯調査」に準じた方法で行うこととした。

4.2.1 開花フェノロジー調査

駒ヶ岳ロープウェイ千畳敷駅(2,612m)付近からカール内の斜面を登り、極楽平(2,825m)を経て島田娘ノ頭(2,858m)を越え、その南陵へと至る区間の登山道沿いに、開花フェノロジーの調査ルートを設定した。このうちカール内の雪田群落に8か所（調査区番号1～8; 口絵14）、極楽平から島田娘ノ頭南陵の風衝地

群落に6か所（調査区番号9～14; 口絵15）、計14か所の調査区を設けた。調査区1～12は2011年に、調査区13と14は2013年に設定した。各調査区の大きさは5m×5mとした。

開花ステージと開花量は、「モニタリングサイト1000高山帯調査」の目視による識別基準（表1）^{6),9)}にしたがって記録した。すなわち各調査区内での開花ステージと開花量を種別にこの基準により記録した。調査は、2012年の5月下旬から9月下旬までの10日間と、2013年の6月中旬から10月初頭までの9日間、それぞれの間隔がなるべく均等となるよう実施した（表2）。

表1 開花フェノロジー調査の識別基準・文献⁹⁾より作成

| 開花ステージ | 識別基準 |
|--------|--|
| A | 咲き始め（蕾がたくさんある。1～5分咲き） |
| B | 満開（蕾はあまり残っていない） |
| C | 開花後期（しおれた花が多く見られる） |
| D | 終了（ちらほらと花が残っている程度） |
| 開花量 | 識別基準 |
| 1 | 開花している植物はほんの数株程度（注意して探さないと見落とすくらいの少なさ） |
| 2 | 開花植物があちこちに見られる（開花している株は小さく点在している） |
| 3 | 開花植物が群生（開花している株が大きい、あるいは小さな株が多数見られる） |

4.2.2 マルハナバチ類の訪花活動調査

「モニタリングサイト1000高山帯調査」において大雪山、蝶ヶ岳で実施されているのと同様の方法⁹⁾で、マルハナバチ類のライントランセクト調査をおこなった。ライントランセクトは、千畳敷駅から極楽平を経て島田娘ノ頭南陵に至る上記のルートに設定した。このうち千畳敷駅から極楽平までを雪田群落の多い「カール内」、極楽平から島田娘ノ頭南陵までを風衝地群落の多い「稜線」として、2つの調査区間に区分した。

調査時にはこのルートを千畳敷駅から島田娘ノ頭南陵に向かってほぼ一定の速度で歩き、各区内で目撃したマルハナバチの種・カースト・個体数と訪花していた植物を記録した。調査はできるだけ天候のよい日を選び、原則として午前中に実施した。2012年は5月28日、6月13日、7月17日、8月28日（表3）、2013年は6月17日、7月4日、7月19日、8月22日、9月17日に調査をおこなった（表4）。ただし開花フェノロジー調査を同時に実施したため、このマルハナバチの調査には天候条件が適さない場合もあった。

表2 開花フェノロジーの代表的な調査区における調査日別の開花記録種数

| 調査区 | 調査年 | 開花ステージ | 調査日 | | | | | | | | | | |
|---------|-------|----------|------|------|------|-----|------|------|------|------|------|------|---|
| | | | 5/28 | 6/13 | 6/21 | 7/6 | 7/17 | 7/28 | 8/10 | 8/28 | 9/12 | 9/29 | |
| 1 (雪田) | 2012年 | A (咲き始め) | | | | | | 3 | | | | | |
| | | B (満開) | | | | | 1 | 2 | 2 | 3 | | | |
| | | C (開花後期) | | | | | | | | 2 | 2 | 1 | |
| | | D (終了) | | | | | | | 1 | 3 | | 4 | |
| | 2013年 | A (咲き始め) | | | | | | | 1 | | | | 1 |
| | | B (満開) | | | | | | | 3 | 3 | 4 | 1 | |
| | | C (開花後期) | | | | | 1 | | | 2 | 3 | | |
| | | D (終了) | | | | | | | | 1 | | 4 | 1 |
| 7 (雪田) | 2012年 | A (咲き始め) | | | | | 1 | 6 | 1 | | | | |
| | | B (満開) | | | | | | | | 2 | 5 | | |
| | | C (開花後期) | | | | | | | | | 2 | 3 | 3 |
| | | D (終了) | | | | | | | 1 | 5 | | 5 | |
| | 2013年 | A (咲き始め) | | | | | | | | 2 | | | |
| | | B (満開) | | | | | | | 5 | 5 | 5 | 3 | |
| | | C (開花後期) | | | | | | | | | 2 | 1 | 1 |
| | | D (終了) | | | | | 1 | | | 5 | 1 | 2 | 1 |
| 9 (風衝地) | 2012年 | A (咲き始め) | 1 | 1 | 2 | 2 | | 1 | | | | | |
| | | B (満開) | | 1 | 1 | 4 | 4 | 4 | 1 | 1 | 1 | | |
| | | C (開花後期) | | | | 1 | 2 | 4 | 4 | | | | |
| | | D (終了) | | | | | 3 | 3 | 7 | 1 | 1 | | |
| | 2013年 | A (咲き始め) | | | 2 | 1 | | | | | | | |
| | | B (満開) | | | 1 | 3 | 6 | 5 | 1 | | | | |
| | | C (開花後期) | | | | 3 | 3 | | 4 | 2 | | | |
| | | D (終了) | | | | | | | 2 | 1 | 2 | 2 | |
| 11(風衝地) | 2012年 | A (咲き始め) | | 1 | 2 | 3 | 1 | | | | | | |
| | | B (満開) | | 1 | 2 | 1 | 5 | 4 | 1 | | | | |
| | | C (開花後期) | | | | 2 | 1 | 1 | 4 | | | | |
| | | D (終了) | | | | 1 | 3 | 6 | 7 | 1 | 1 | | |
| | 2013年 | A (咲き始め) | | | 3 | 1 | 1 | 1 | | | | | |
| | | B (満開) | | | 2 | 1 | 4 | 3 | | | | | |
| | | C (開花後期) | | | | 2 | 2 | | 2 | | | | |
| | | D (終了) | | | | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | | | |

4.2.3 インターバルカメラによる撮影

カール内の融雪・展葉・紅葉などの季節変化を記録するため、駒ヶ岳ロープウェイ千畳敷駅舎内にインターバルカメラ（定刻自動撮影装置）を設置した。撮影の画角は、上記の開花フェノロジー調査およびマルハナバチ調査のカール内のルートほぼ全体が含まれるように設定した。カメラは2012年7月17日に設置し、以後1時間に1度の自動撮影をおこなった。なお、このカメラを用いた高山帯の自然環境モニタリングは、当研究所と独立行政法人国立環境研究所との共同研究の一環として行われており、千畳敷のほか長野県内に4ヶ所の撮影地点がある。

4.3 結果および考察

4.3.1 開花フェノロジー

雪田群落と風衝地群落のそれぞれ代表的な調査区における2012年と2013年の調査日別の開花記録の種数を表2に示す。カール内の雪田では7月上旬まで雪が多く残り、開花は7月中旬以降に見られたのに対し、稜線の風衝地では調査開始時（2012年5月下旬・2013年6月中旬）にすでに雪がなく、開花が始まっていた。また満開の花の多い時期が、雪田群落では8月下旬まで続いたのに対し、風衝地群落では7月下旬まででほぼ終わった。雪田と風衝地のいずれにおいても、同一の調査区での開花期に年による目立ったちがいは見られなかった。カール内では他の雪田の調査区に比べて融雪の遅い調査区があった。それらの調査区では開花も遅く始まった。

雪田群落と風衝地群落では、開花する植物の種構成が異なっていた。雪田群落ではショウジョウバカマ・コイワカガミ・チングルマ・ミヤマキンバイ・ミヤマキンボウゲ・アオノツガザクラ（口絵16）・ハクサンボウフウ・ヨツバシオガマ・ミヤマアキノキリンソウなどが多く見られ、風衝地群落ではコメバツガザクラ・イワウメ・ミヤマキンバイ・ハクサンイチゲ・ヒメクロマメノキ・ヒメウスユキソウ・ミヤマシオガマ・トウヤクリンドウ（口絵17）などが見られた。

雪田群落の開花期が融雪時期の影響を受けること、風衝地群落に開花期を左右するような残雪が見られなかったことは、大雪山での調査結果⁶⁾に対応する。この大雪山の研究では、開花が種や個体群に特有の有効積算温度で表せること、雪田の融雪時期のほか気温の季節推移で群落の開花構造が予測できることが示されている。気象観測データを用いることにより、今後このような解析をおこなうことが可能である。さらに長期的な観測により、今後生じる温暖化影響の把握が可能になると期待される。

4.3.2 マルハナバチ類の訪花活動

カール内と稜線の調査区間における2012年と2013年の調査日別のマルハナバチの記録個体数を表3、表4に示す。2012年にはカール内と稜線でヒメマルハナバチが、2013年にはカール内でヒメマルハナバチ（口絵16）・オオマルハナバチ、稜線でナガマルハナバチ・ヒメマルハナバチ・オオマルハナバチが記録された。これらのマルハナバチが記録されたのは、いずれも天候のよい日で、またその調査区間の群落で満開の花の種数が多い時期であった（表2）。ナガマルハナバチはミヤマシオガマ、ヒメマルハナバチはミヤマシガマ・ヒメクロマメノキ・コケモモ・コイワカガミ・アオノツガザクラ（口絵16）・エゾシオガマ、オオマルハナバチはヒメクロマメノキ・ショウジョウバカマ・ヨツバシオガマへの訪花がそれぞれ記録された。

表3 ライントランセクトにおけるマルハナバチの記録個体数（2012年）

Q: 女王バチ, W: 働きバチ

| 調査ルート | カール内（雪田） | | | |
|----------|----------|------|------|------|
| | 5/28 | 6/13 | 7/17 | 8/28 |
| 調査月日 | 5/28 | 6/13 | 7/17 | 8/28 |
| 天気 | 霧 | 晴 | 曇 | 晴 |
| ナガマルハナバチ | 0 | 0 | 0 | 0 |
| ヒメマルハナバチ | 0 | 0 | 0 | W1 |
| オオマルハナバチ | 0 | 0 | 0 | 0 |

| 調査ルート | 稜線（風衝地） | | | |
|----------|---------|------|--------|------|
| | 5/28 | 6/13 | 7/17 | 8/28 |
| 調査月日 | 5/28 | 6/13 | 7/17 | 8/28 |
| 天気 | 霧 | 霧 | 霧のち晴 | 曇 |
| ナガマルハナバチ | 0 | 0 | 0 | 0 |
| ヒメマルハナバチ | 0 | 0 | Q1, W1 | 0 |
| オオマルハナバチ | 0 | 0 | 0 | 0 |

表4 ライントランセクトにおけるマルハナバチの記録個体数（2013年）

Q: 女王バチ, W: 働きバチ

| 調査ルート | カール内（雪田） | | | | |
|----------|----------|-----|------|------|------|
| | 6/17 | 7/4 | 7/19 | 8/22 | 9/17 |
| 調査月日 | 6/17 | 7/4 | 7/19 | 8/22 | 9/17 |
| 天気 | 晴 | 雨 | 晴 | 霧のち晴 | 快晴 |
| ナガマルハナバチ | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| ヒメマルハナバチ | 0 | 0 | W6 | W4 | 0 |
| オオマルハナバチ | 0 | 0 | W2 | W1 | 0 |

| 調査ルート | 稜線（風衝地） | | | | |
|----------|---------|------|------|------|------|
| | 6/17 | 7/4 | 7/19 | 8/22 | 9/17 |
| 調査月日 | 6/17 | 7/4 | 7/19 | 8/22 | 9/17 |
| 天気 | 晴 | 雨、強風 | 曇 | 晴 | 快晴 |
| ナガマルハナバチ | 0 | 0 | W1 | 0 | 0 |
| ヒメマルハナバチ | 0 | 0 | W7 | 0 | 0 |
| オオマルハナバチ | 0 | 0 | W2 | 0 | 0 |

「モニタリングサイト 1000 高山帯調査」における結果⁹⁾と比較すると、記録された種のうちヒメマルハナバチとオオマルハナバチは蝶ヶ岳と共通である。ナガマルハナバチは蝶ヶ岳では未確認である。これら3種は中部山岳の他の山域の高山帯でも確認されている¹¹⁾。蝶ヶ岳ではこのほか、より低い標高域に分布の中心をもつトラマルハナバチが記録されている。大雪山での結果^{9),10)}は、北海道と本州のマルハナバチ相のちがいを反映して種構成が大きく異なっている。また大雪山では、低地で分布を拡大している外来種のセイヨウオオマルハナバチが記録されている。

今回の調査で、マルハナバチの活動はいずれもその調査区間で満開の花の種数が多い時期に確認された。このことは、双方のフェノロジーが同調している可能性を示唆する。今後の長期的な観測により、こうした相互作用にどのような影響が検出されるかが注目される。また低地性の種などの分布拡大の可能性も注目される。

4.3.3 インターバルカメラによる撮影

2012年7月の設置以来、開花フェノロジー調査地である雪田の分布するカールを、インターバルカメラにより固定した画角で連続して撮影してきた。

残雪の多い2013年6月17日と消雪後の同年8月12日（それぞれ午前10時頃）に撮影された画像を、口絵18、19に示す。6月17日の画像では消雪した部分にハイマツの緑などが露出している箇所も見られる。しかし雪田群落は大部分がまだ雪の下にある。このような画像を、日を追って、また年毎に確認することにより、雪田群落間の融雪パターンの差異やその年変動をあきらかにすることが可能である。長期的な観測により、そうした差異や変動への影響の把握も可能になるものと期待される。

この撮影は1年を通しておこなっているため、融雪だけでなく、展葉・紅葉・積雪など他の季節変動のパターンの解析にも用いることができる。たとえば、北アルプス立山の室堂では、年間を通して撮影された写真の画像解析により、融雪過程のみならず植生タイプ別（常緑樹や落葉樹、ハイマツなど）のフェノロジー（展葉から紅葉・落葉にいたるまで）の時系列変化が明らかにされている¹²⁾。

4.4 まとめ

以上のように、開花フェノロジー・マルハナバチ類の訪花活動・インターバルカメラによる撮影の3つを、相互に関連させたモニタリングサイトを設定した。いずれも「モニタリングサイト1000高山帯調査」など他の高山帯で実施されている観測と同様の標準化された方法を採用したため、地域間の比較にも用いることができる。他地域のデータと関連づけた長期的な観測により、高山の生態系への温暖化影響の総合的な実態把握が可能になると期待される。

謝 辞

インターバルカメラの設置にあたっては、中央アルプス観光株式会社にご協力いただいた。また、調査機材の搬送のため、長野県駒ヶ根警察署には県道（75号駒ヶ根駒ヶ岳公園線）の通行許可をいただいた。京都大学霊長類研究所の湯本貴和教授には、モニタリングサイトの位置の選定に関して有益なご助言をいただいた。

なお、インターバルカメラによる撮影は、独立行政法人国立環境研究所との共同研究（「カメラ画像を利用した高山帯の残雪および植物に及ぼす温暖化影響モニタリングに関する研究」（小熊宏之）：平成24年度～26年度）として実施したものである。

文 献

- 1) 樋口広芳 (2008) 地球温暖化と生物多様性の危機. 科学 78 (4) : 460-468.
- 2) 樋口広芳・小池重人 (2008) 地球温暖化が動植物の生物季節や分布に与える影響. 森林科学 52 : 9-13.
- 3) 工藤 岳 (2008) 地球温暖化と森林生態系：フェノロジーを介した生物間相互作用への影響. 森林科学 52 : 14-18.
- 4) 増沢武弘（編著）(2009) 高山植物学—高山環境と植物の総合科学. 共立出版, 東京.
- 5) 工藤 岳 (2000) 大雪山のお花畑が語ること—高山植物と雪渓の生態学. 京都大学学術出版会, 京都市.
- 6) 工藤 岳・横須賀邦子 (2012) 高山植物群落の開花フェノロジー構造の場所間変動と年変動：市民ボランティアによる高山生態系長期モニタリング調査. 保全生態学研究 17 : 49-62.

- 7) 須賀 丈 (2005) ハナバチ類の生息環境としての長野県の里山. 環動昆 16(2) : 101-106.
- 8) 新庄康平・辻本翔平・石井博 (2014) 訪花動物群集と生息環境の現状と課題. 日本生態学会誌 64 : 7-15.
- 9) 環境省自然環境局 生物多様性センター (2014) 平成25年度モニタリングサイト1000高山帯調査報告書.
- 10) 工藤 岳・井本哲雄 (2012) 大雪山国立公園高山帯におけるマルハナバチ相のモニタリング調査. 保全生態学研究 17 : 263-269.
- 11) 須賀 丈 (2001) 中部山岳高山帯におけるマルハナバチ類の訪花ならびにオオマルハナバチによるコマクサの盗蜜の記録. 長野県自然保護研究所紀要 4, 別冊 2 : 13-22.
- 12) 小熊宏之・井手玲子 (2014) 自動撮影カメラを用いた高山植生の季節性のモニタリング. 地球環境 19 : 79-86.

(須賀 丈・尾関雅章・浜田 崇)